7 (1-4): 143-184 BONPLANDIA 1993

ANATOMIA Y VASCULARIZACION FLORAL DE *PIRIQUETA RACEMOSA, TURNERA HASSLERIANA* Y *TURNERA JOELII (TURNERACEAE)*

por ANA MARIA GONZALEZ[1]

Summary

The floral vascular anatomy of three species belonging to two genera of *Turneraceae* is analyzed. The indumentum and the anatomical structure of peduncle, prophylls, perianth, nectaries, crown, androecium and gynoecium are described as well.

The ovary is surrounded by a tube, the appendicular nature of which is confirmed: its basal portion is composed of calyx, corolla and staminal filaments, and its distal portion is formed only by the perianth. The expression "floral tube" is used to name this structure, following Takhtajan (1991).

The nectaries are placed between the perianth and the stamens; in *Piriqueta* they are adnated to the floral tube while in *Turnera* they are located on the stamens. *T. joelii* seems to be more advanced because of the development of a nectar pocket. The crown is present only in *Piriqueta,* it has papillose epidermal cells and no vascular supply.

Each episepalous stamen is supplied by one amphicribal bundle, which ends in the connective tissue. The wall of the mature anther is composed of epidermis and endothecium. Pollen grains are tricolporate and reticulate.

The gynoecium has transmission tissue on the apical inner surface of the ovary (compitum), covering the placentae, ascending within the styles and appearing on the stigmas. The ovules are anatropous, bitegmic, crassinucelate, with zigzag micropyle.

[1] Facultad de Ciencias Agrarias. Instituto de Botánica del Nordeste, C.C. 209, 3400 Corrientes, Argentina.

The vascular pattern is similar in the three species analyzed: ten compound traces diverge from the stele in the bottom of the receptacle; five of them are petal traces, which in the apex of the floral tube will originate the lateral sepal bundles and the petal bundles. The remaining five traces split to provide the central sepal trace and the staminal trace.

Then two rows of three traces are borne, the dorsal and marginal carpel traces; in *T. joelii* some of these depart from the compound sepal-stamen traces. In *T. hassleriana* the traces of placentas are basally fused with the marginal carpel traces while in *P. racemosa* and *T. joelii* they are free. The ovules bundles are borne on the placental bundles.

The dorsal carpel bundles ascend along the styles, and then divide to enter in the bottom of the stigma branches. The marginal carpel bundles end in the apex of the ovary.

P. racemosa and *T. hassleriana* have superior ovary, while *T. joelii* has superior and half inferior ovaries. In the last case the receptacle is slightly cup-shaped.

The lengthy adnation of calyx and corolla, the presence of nectar pockets, the nascent half inferior ovaries, and the fusion of some carpel bundles with the common bundles for sepal and stamen confirm the advanced evolutionary position of the series *Canaligerae.*

T. hassleriana has some characters as the peduncle vascular supply in the shape of an ectophloic siphonostele and very brief sepal-stamen common bundles that seem to be less advanced.

Introducción

Turnera Plumier ex L. y *Piriqueta* Aublet son los géneros sudamericanos de la familia *Turneraceae,* el primero con aproximadamente 100 especies y el segundo con 42 especies. Los estudios de anatomía y vascularización floral sobre especies de esta familia son muy escasos.

Berger (1919) estudia e ilustra la anatomía vegetativa y floral de varias especies de siete géneros de Turneráceas. Este trabajo incluye a *Piriqueta racemosa,* pero no analiza su vascularización.

Posteriormente se han publicado algunos trabajos, referidos exclusivamente a *Turnera ulmifolia,* especie que presenta una morfología floral particular, aparentemente más avanzada (Rao, 1949; Vijayaraghavan, 1967; Elias, 1975).

En vista de ello, se encaró el presente trabajo en: *Piriqueta racemosa* (Jacq.) Sweet, *Turnera hassleriana* Urban y *Turnera joelii* Arbo. El objetivo es conocer la anatomía y vascularización floral de una especie de *Piriqueta* y de dos especies de *Turnera,* la primera perteneciente a la serie *Leiocarpae* Urban, y la segunda a la serie *Canaligerae* Urban (Arbo, 1993), para comparar los resultados con los datos existentes.

Material y métodos

Se utilizó material fresco, extraído de plantas cultivadas en el invernadero de la Facultad de Ciencias Agrarias (UNNE). Se usaron botones florales, eligiéndose los de mayor tamaño, inmediatamente antes de la antesis. Los ejemplares testigos están depositados en el Herbario del Instituto de Botánica del Nordeste, Facultad de Ciencias Agrarias-CONICET (CTES), y son los siguientes:

* *Piriqueta racemosa* (Jacq.) Sweet. Cultivada en Corrientes, procedente de Brasil, Bahia, 1 Km N de Baixa Grande, Krapovickas & al. 38807 bis.

* *Turnera hassleriana* Urban. Cultivada en Corrientes, procedente de Paraguay, Salto de Piraretá, Arbo & al. 1735 bis.

* *Turnera joelii* Arbo. Cultivada en Corrientes, procedente de Brasil, Bahia, 29 Km S de Juazeiro, Arbo y Fernández 2555.

El material fue fijado en FAA-70 y posteriormente mantenido en alcohol 70° para su conservación (Johansen, 1940).

Debido a la cantidad de tricomas, los pimpollos conservaban burbujas de aire en su interior; por ello, el material fue sometido, antes de ser deshidratado, a la acción de una bomba de vacío durante un lapso de 10' a fin de eliminar el aire.

Los botones florales fueron deshidratados en serie butílica e incluídos en parafina con las técnicas usuales (Johansen, 1940).

El material se cortó con micrótomo rotativo, con espesores que variaron entre 10 y 16 µm, en cortes seriados transversales. Fueron cortadas

con resultados satisfactorios aproximadamente cinco flores de cada especie.

Se utilizó doble coloración safranina-fast green (Johansen, 1940). Para lograr una tinción aceptable, fue necesario mantener los cortes por 48 hs. en safranina. Los cortes se montaron en bálsamo de Canadá sintético.

Los cortes longitudinales de flores, pecíolo y tallo, fueron realizados a mano alzada y montados directamente en agua glicerinada con safranina en solución acuosa al 50%.

Se realizaron las pruebas histoquímicas para detectar taninos con sulfato férrico y lignina con floroglucina (Johansen, 1940).

Los diagramas para el estudio de la vascularización, así como los dibujos anatómicos, fueron confeccionados con la ayuda de un microscopio WILD M 20, equipado con cámara clara.

Resultados

Piriqueta racemosa se caracteriza por presentar flores con pedúnculo floral libre y pedicelo desarrollado, con profilos rudimentarios que se insertan en la articulación pedúnculo-pedicelo. Las especies estudiadas de *Turnera* sin embargo tienen flores epifilas con el pedúnculo soldado al pecíolo de la hoja axilante y no existe pedicelo.

Las flores presentan características comunes: son pentámeras, los sépalos se encuentran soldados en su porción basal formando un "tubo calicino" (Urban 1883, Arbo 1986, 1987), los pétalos amarillos, tienen la uña adnata al tubo calicino; los estambres episépalos, con anteras dorsifijas se insertan en la base de dicho tubo. El gineceo tricarpelar, posee ovario unilocular, con placentación parietal y óvulos anátropos, tres estilos y estigmas ramificados.

Piriqueta se diferencia de *Turnera* por la presencia de una corona membranácea inserta en la garganta de la flor.

P. racemosa posee nectarios ubicados en la cara interna del tubo floral, opuestos a los sépalos. En *Turnera* se localizan en la cara externa de los filamentos estaminales, y se forman bolsillos nectaríferos en el caso de *T. joelii*.

El "tubo calicino" en su base está formado por la fusión de cáliz, corola y filamentos estaminales; al separarse los filamentos, cáliz y corola continúan soldados en un tubo de longitud variable. Siguiendo a Takhtajan (1991) se lo denominó tubo floral.

Anatomía floral

Indumento: está constituído por pelos simples, glandulares y estrellados y emergencias glandulares.

Los pelos simples unicelulares pueden ser cortos o largos. Los cortos tienen pared esculturada, no lignificada y núcleo conspicuo; se encontraron sólo en *Turnera.* Los pelos largos se insertan formando un abultamiento en la epidermis, tienen la pared muy gruesa, lignificada totalmente o sólo en la base y a veces esculturada (Fig. 1 A, sc, sl). Son erguidos sobre pedúnculo, receptáculo y tubo floral; en la pared externa del ovario son muy abundantes, pero allí son antrorsos.

Los pelos simples pluricelulares son uniseriados, constituidos por dos o tres células, con la pared esculturada no lignificada y citoplasma denso. Se encuentran sólo en *Piriqueta* (Fig. 1 C, pl).

Los pelos porrecto-estrellados (Theobald, 1979) son exclusivos del género *Piriqueta.* Se caracterizan por tener una base cónica que sobresale notoriamente de la superficie. Son pluricelulares, el brazo central es marcadamente más largo que la corona de brazos laterales que lo rodea. Cada brazo es unicelular, el central tiene la pared muy gruesa, lisa, fuertemente lignificada y se observa el citoplasma denso con el núcleo (Fig. 1 C, pp).

Los pelos glandulares poseen un pie cilíndrico, pluricelular uni- o biseriado, una cabezuela bi-pluricelular cuyas células tienen citoplasma denso y granuloso cubierto de una cutícula gruesa. Se encuentran sobre pedúnculo, receptáculo, cara externa del tubo floral y ovario; son muy abundantes en *Turnera joelii* y en *Piriqueta racemosa* sólo aparecen en el pedicelo (Fig. 1 A, C; g).

Las emergencias glandulares aparecen en los bordes de los profilos de *Turnera.* Presentan una hilera de células formando una columna central, alrededor de la cual las células se ubican radialmente. Su naturaleza

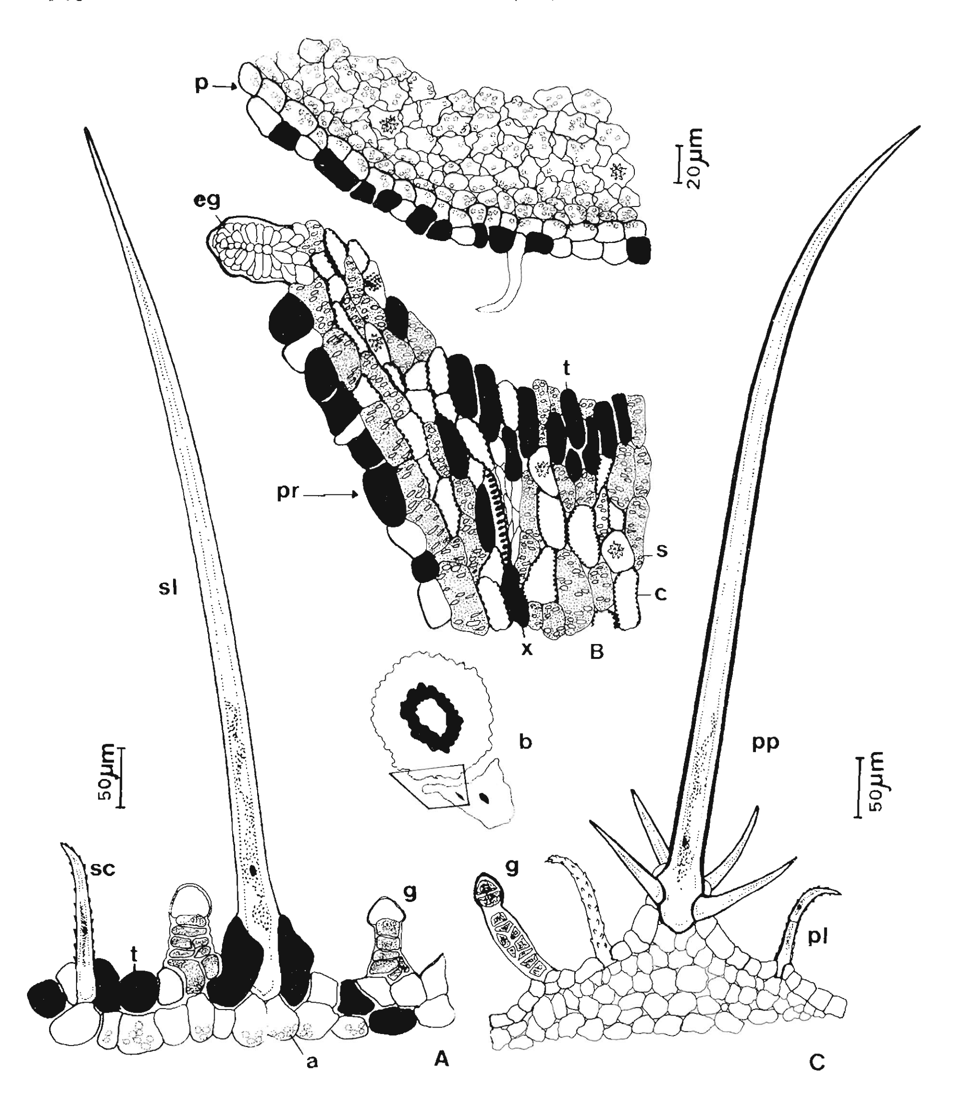


Fig. 1: Indumento y profilos. A: transcorte del pedúnculo de *Turnera hassleriana* con los tricomas; B: detalle del pedúnculo y profilo de *T. hassleriana* correspondiente al área señalada en b; C: corte del pedicelo de *Piriqueta racemosa* mostrando los tricomas. Abreviaturas: a: granos de almidón; c-s: parénquima especializado; c. en corte óptico y s: en vista superficial; eg: emergencia glandular; g: pelo glandular; p: pedúnculo; pl: pelo simple pluricelular; pp: pelo porrecto-estrellado; pr: profilo; sc: pelo simple corto; sl: pelo simple largo; t: células taníferas; x: xilema del profilo.

glandular se evidencia por su contenido citoplasmático muy denso y granuloso. Se hallan rodeadas por una gruesa cutícula (Fig. 1 B, eg). Se diferencian de los tricomas glandulares por incluir tejidos subepidérmicos en su constitución.

Pedúnculo y receptáculo: básicamente se hallan formados por parénquima en el cual abundan los cloroplastos y los granos de almidón. En *P. racemosa* también el pedicelo tiene igual estructura. Las células son irregulares, en *Turnera* se unen presentando brazos cortos que dejan espacios intercelulares importantes; aparecen cristales de oxalato de calcio en forma de drusas que ocupan todo el lumen celular.

La epidermis consta de células pequeñas, cuadrangulares en transcorte con muy pocos estomas. En *T. hassleriana* y *P. racemosa* el pedúnculo tiene epidermis biseriada. Esto ha sido confirmado por el hecho que algunos pelos simples nacen en la capa interna; el segundo estrato se mezcla gradualmente con el parénquima subyacente en el receptáculo, presentando éste epidermis uniseriada.

En la parte central se ve la estela que puede estar constituida por haces o por un anillo continuo de tejido vascular como en el caso de *T. hassleriana.* Dicha estela encierra una médula parenquimática de células grandes, redondeadas, que no dejan espacios intercelulares, con numerosas drusas, sobre todo cerca de la base del ovario.

T. hassleriana presenta abundantes células taníferas en la epidermis y acompañando los haces vasculares de toda la flor (Fig. 1 A-B, t).

Profilos: en *P. racemosa* son rudimentarios y pueden o no poseer vascularización; en *Turnera* están bien desarrollados y se hallan constituidos por un parénquima especializado que se puede observar al separarse los profilos del pedúnculo (Fig. 1 B, c-s). Sus células son alargadas, presentan campos de puntuaciones primarios muy notables, núcleo visible y poseen numerosos cloroplastos.

Al separarse los profilos se pueden observar en los haces los engrosamientos de la pared secundaria de los elementos traqueales, helicoidales y anulares en transición a helicoidales. El floema de estos haces no es tan notable como el xilema (Fig. 1 B, x).

Tubo floral: constituido por la adnación de cáliz, corola y androceo en distinto grado; tanto en *P. racemosa* como en *Turnera hassleriana* los filamentos estaminales se separan muy cerca de la base. *Turnera joelii* presenta filamentos estaminales soldados por sus bordes a la uña de los pétalos hasta la garganta de la flor, dejando bolsillos nectaríferos interpuestos entre sépalos y filamentos.

Externamente presenta 10 costillas en correspondencia con los 10 haces vasculares que posee, siendo las de los sépalos más sobresalientes (Fig. 2 B, s).

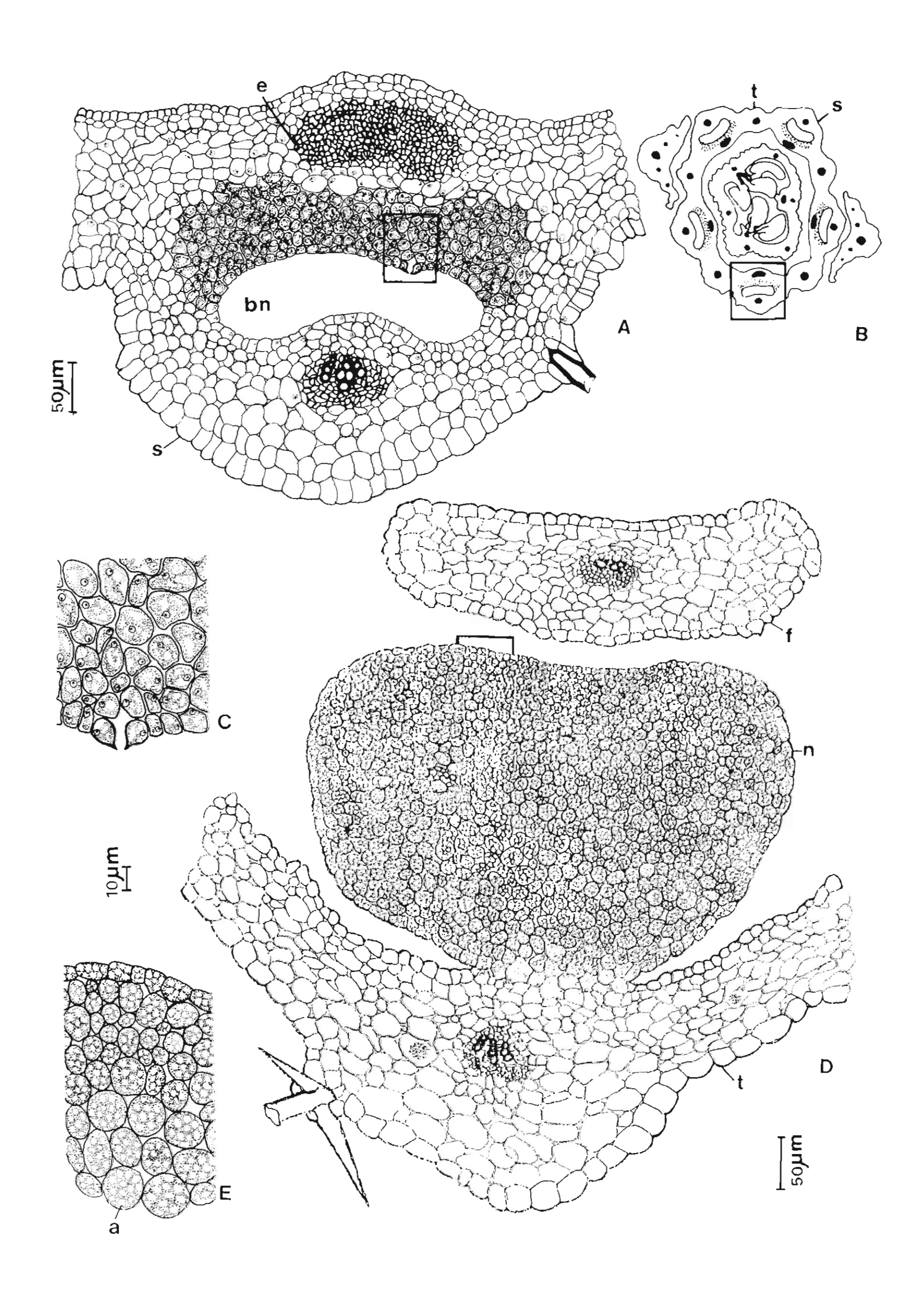
En la epidermis externa no se observan estomas. Muchas células epidérmicas forman las bases bulbosas de los pelos, y en ese caso presentan forma irregular y están alargadas radialmente (Fig. 2 A).

La pared está formada por parénquima clorofiliano un poco diferente al encontrado en el receptáculo; son células de paredes ligeramente engrosadas, redondeadas en transcorte, en las costillas las células son grandes, con pocos espacios intercelulares, en cambio en el sector intercostal son pequeñas y se ubican en forma compacta; en *T. hassleriana* muchas células tienen drusas y hay células taníferas. La epidermis interna es de células más pequeñas que la externa. Sobre todo en las costillas correspondientes a los pétalos, tiene pelos simples que disminuyen hasta desaparecer totalmente cuando comienza la lámina. En *T. joelii* la epidermis interna es glabra (Fig. 2 A).

Nectarios: se encuentran ubicados en la base de los filamentos estaminales. En el receptáculo, donde se separan las trazas para los sépalos y los estambres, aparece entre ambas tejido nectarífero; a medida que

---

Fig. 2: Nectarios florales. A: corte transversal de una porción del tubo floral mostrando la posición del bolsillo nectarífero de *Turnera joelii,* correspondiente al área señalada en B; C: detalle del tejido glandular correspondiente al área señalada en A; D: corte transversal de una porción del tubo floral de *Piriqueta racemosa* mostrando la posición del nectario; E: detalle del sector indicado en D. Abreviaturas: a: granos de almidón; bn: bolsillo nectarífero; e: hacecillo estaminal; f: filamento estaminal; n: nectario; s: sépalo; t: tubo floral.


e
t
s
bn
A
B
50µm
s
C
f
n
10µm
D
t
50µm
E
a

dichas trazas se separan este tejido aumenta de volumen tomando forma ovalada en transcorte (Fig. 5 F; 6 G-H; 8 L-M; 10 M-N, n).

En *P. racemosa,* cada nectario aparece como una callosidad que mantiene unido el filamento estaminal al sépalo correspondiente (Fig. 6 G-I); donde el filamento se separa del tubo floral, el nectario continúa soldado al tubo del perianto (Fig. 6 J; 2 D, n, t).

En *T. hassleriana,* al separarse el filamento del tubo, el nectario se sitúa en la cara abaxial de dicho filamento (Fig. 8 M, n).

Las células de los nectarios de *P. racemosa* y *T. hassleriana* son grandes, poliédricas y se ubican en forma compacta, dejando mínimos espacios intercelulares. El citoplasma es granular, posee núcleo conspicuo y se halla repleto de granos de almidón (Fig. 2 E, a).

La epidermis del nectario posee las mismas características, sus células vistas en transcorte tienen forma rectangular y no presenta estomas; la cutícula es muy delgada lo que hace suponer que la salida del néctar se produce por difusión directa hacia el exterior a través de la epidermis.

En *T. joelii* cada bolsillo nectarífero está limitado por la epidermis adaxial de cada sépalo y por el tejido nectarífero sobre el filamento estaminal (Fig. 2 A-B). El tejido nectarífero abarca tanto la epidermis como el tejido subyacente. Las células son poliédricas, de citoplasma denso que se colorea intensamente, con núcleo conspicuo teñido por la safranina; no se observaron granos de almidón (Fig. 2 C), con luz polarizada la birrefringencia es muy débil. La epidermis presenta células cuadrangulares en corte, con las mismas características anatómicas, además posee estomas con cámaras subestomáticas muy pequeñas. Se encuentra revestida por una cutícula muy delgada.

En *P. racemosa* el haz dorsal del sépalo corre paralelo al nectario; en ambas especies de *Turnera* es el haz del filamento estaminal el más cercano; sin embargo no presentan ninguna ramificación que inerve el nectario.

Corona: se inserta en la garganta del tubo floral de *Piriqueta.* Observando el interior de una flor desplegada, la corona forma una línea sinuosa, insertándose sobre la base de la lámina de los pétalos y más abajo a la altura de los sépalos (Fig. 6 K-M; 3 B). En su base es una tenue

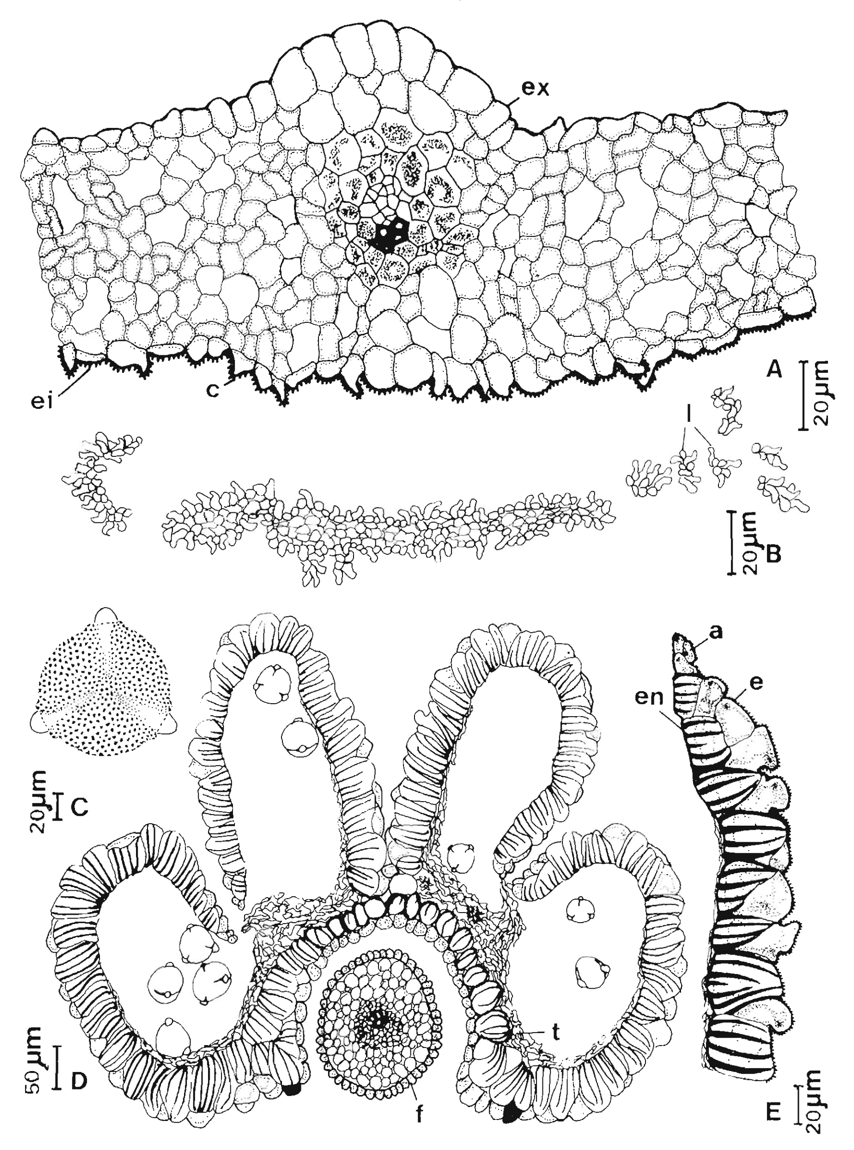


Fig. 3: A-C: *Piriqueta racemosa,* A: corte transversal del pétalo; B: detalle de la corona; C: grano de polen; D-E: *Turnera hassleriana;* D: transcorte de antera madura; E: detalle de la pared de la antera en la zona del estomio. Abreviaturas: a: células que bordean el estomio; c: cutícula estriada; e: epidermis; ei: epidermis interna; en: endotecio; ex: epidermis externa; f: filamento estaminal; l: lacinias de la corona; t: restos del tapete.

laminita continua de 1-6 capas de células parenquimáticas de paredes delgadas, no inervada, cubierta de una epidermis de células papilosas; la parte superior se separa en lacinias, en las cuales las papilas son muy prominentes (Fig. 3 B, l).

Sépalos: Externamente poseen tres costillas que corresponden a las tres venas principales. Están cubiertos de pelos, generalmente porrecto-estrellados en *P. racemosa,* simples y glandulares en *Turnera.*

La epidermis externa posee células grandes y presenta estomas; en *T. hassleriana* está constituida casi exclusivamente por células taníferas. La epidermis interna es glabra, posee células muy pequeñas con la pared interna ondulada.

El mesófilo está formado por parénquima clorofiliano bastante compacto, sin espacios intercelulares en la cara abaxial y lagunoso, con células muy irregulares en la cara adaxial.

Pétalos: Las células de la epidermis externa son de forma poliédrica, con la cara externa convexa (Fig. 3 A, ex). El mesófilo consta de células irregulares, que a la altura de los haces vasculares son de mayor tamaño y sección cuadrangular, dispuestas laxamente, dejando espacios intercelulares importantes. Las células que rodean a los haces vasculares son de mayor tamaño, y presentan un contenido denso, granuloso, también aparecen células taníferas. La epidermis interna está formada por células rectangulares en corte, en *Turnera* se disponen formando una empalizada; su pared externa es convexa, a veces papilosa, y está cubierta por una cutícula gruesa, marcadamente estriada en *Piriqueta* (Fig. 3 A) y lisa en *Turnera.*

Androceo: los filamentos al separarse del tubo floral presentan sección elíptica (Fig. 2 D, e) y adquieren sección redondeada a medida que se acercan a las anteras (Fig. 6 M, 8 O, f).

El filamento presenta una epidermis unistratificada, de células de sección cuadrangular, con la pared externa convexa, cubierta por una cutícula finamente estriada. El parénquima subepidérmico tiene las células redondeadas en corte, de pared muy delgada; en el centro se encuentra un haz concéntrico, con pocos vasos en el xilema (Fig. 2 D, e; 3 D, f).

Las anteras son dorsifijas, el filamento se une aproximadamente en la parte media; en *T. joelii* la unión es en el tercio inferior. El conectivo

forma un capuchón que cubre al filamento; en *T. hassleriana* este capuchón es de menor longitud, presentando una hendidura en la parte inferior.

Cuando las anteras están completamente maduras presentan la pared formada sólo por epidermis y endotecio. Los estratos parietales se han reabsorbido durante el desarrollo de los granos de polen y sólo en algunos casos se observan restos de tapete (Fig. 3 D, t). Sólo en el conectivo se observa una epidermis continua, formada por células de sección redondeada o rectangular, con citoplasma denso, granuloso. En la pared externa del conectivo hay algunos estomas que son abundantes en *T. joelii.* Sobre las tecas, las células epidérmicas no acompañan el aumento de volumen de las anteras; adquieren forma diferente, presentan sección obtriangular quedando separadas entre sí y dispuestas en forma de cuña entre las células del endotecio, en forma similar a lo descripto para *Celtis tala* (Dottori, 1991). Su pared externa es convexa, pueden presentar prominencias a manera de papilas y está cubierta por una cutícula estriada. Por esta razón, en algunos lugares sólo la cutícula estriada cubre directamente el endotecio (Fig. 3 E, e).

El endotecio tiene células de sección triangular o trapezoidal, que desarrollan engrosamientos secundarios en forma de bandas, en las paredes anticlinales y en la tangencial interna (Fig. 3 E, en).

Esta capa fibrosa rodea toda la antera; incluso se la observa en el conectivo, cerca de la unión del filamento y la antera (Fig. 3 D).

En la proximidad del estomio las células de la capa fibrosa son más pequeñas pero siguen presentando engrosamientos en forma de "U". En la abertura misma está interrumpida, sólo se observan células epidérmicas de sección más o menos redondeada (Fig. 3 E, a).

En las anteras maduras, los septos que separan los sacos polínicos están más desarrollados en *T. joelii.* Son delgados, están formados por varios estratos de células parenquimáticas muy irregulares, con paredes muy sinuosas, aplastadas, y algunas células tienen drusas (Fig. 3 D). En *P. racemosa* apenas se observan los restos de los septos (Fig. 6 N, a).

El tejido del conectivo es parenquimático, en él termina ciego el haz anficribal proveniente del filamento.

Los granos de polen son isopolares, tricolporados. La exina forma un retículo de mallas diminutas en *Piriqueta* (Fig. 3, C) y de mayor tamaño en *Turnera.*

Gineceo: el ovario es súpero en *Piriqueta* y en *T. hassleriana;* cuando se separa el tubo floral aún no se visualiza la cavidad ovárica. En *T. joelii* se encuentran ovarios súperos o semiínferos.

La epidermis externa está formada por células alargadas radialmente y se encuentran pelos simples; también se observan en *P. racemosa* pelos glandulares, muy abundantes en *T. joelii; T. hassleriana* presenta numerosas células taníferas (Fig. 4 A).

El mesófilo es un parénquima compacto, con células poco diferenciadas y de núcleo conspicuo, en el cual se hallan distribuidos los haces vasculares. Son muy abundantes las drusas, sobre todo en *T. hassleriana* en la cual llegan a ocupar dos estratos continuos de células (Fig. 4 A, d). Esta ubicación de los cristales permite localizar claramente el ovario con luz polarizada, debido a la birrefringencia de los cristales.

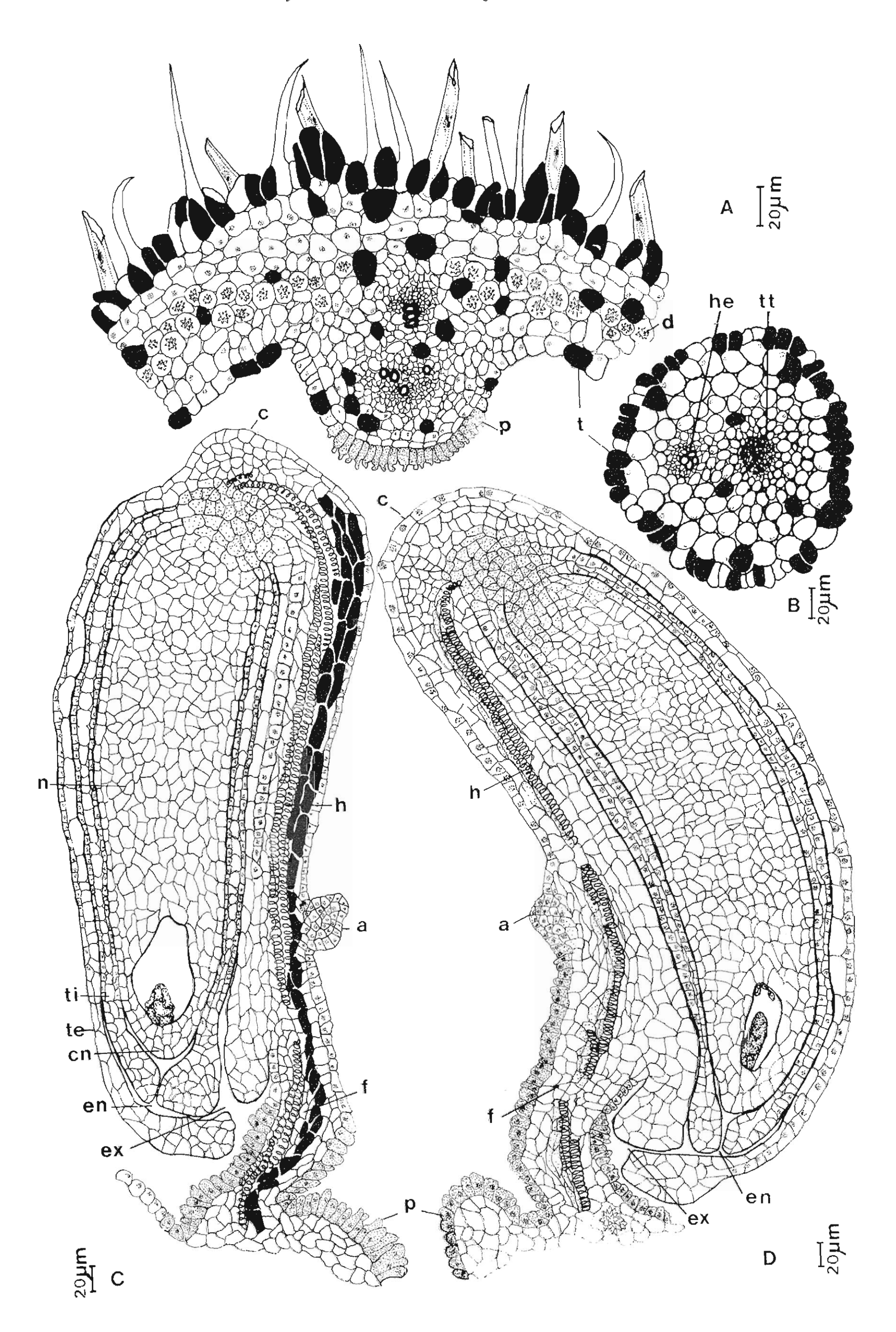
La región central del mesófilo carpelar de *T. joelii* se halla ocupada por tejido procambial que conecta los haces dorsales y marginales del ovario. Está constituido por células pequeñas, rectangulares en corte transversal, con núcleos muy grandes e intensamente teñidos; sólo en algunos sectores de este tejido procambial se diferencian vasos.

La epidermis interna presenta células aproximadamente cuadrangulares en corte. Se encuentran algunos estomas anomocíticos en la base del ovario, muy abundantes en *T. joelii.*

Hay tres placentas parietales longitudinales. Igual que el mesófilo, están constituidas por tejido parenquimático y se hallan vascularizadas por

---

Fig. 4: A y B: *Turnera hassleriana,* A: transcorte de la pared ovárica mostrando el hacecillo marginal y el placentario; B: corte transversal del estilo mostrando el hacecillo y el tejido de transmisión; D: *Piriqueta racemosa,* corte longitudinal de óvulo; E: *Turnera joelii,* corte longitudinal de óvulo. Abreviaturas: a: arilo; c: cálaza; cn: caliptra nucelar; d: drusas; en: endóstoma; ex: exóstoma; f: funículo; h: haz ovular; he: haz estilar; n: nucela; p: tejido de transmisión de la placenta; t: células taníferas; te: tegumento externo; ti: tegumento interno; tt: tejido transmisor.


A
20µm
he
tt
d
c
p
t
B
20µm
c
n
h
h
a
a
ti
te
cn
f
f
en
ex
en
p
ex
D
20µm
20µm
C

haces placentarios, predominantemente procambiales; de éstos salen trazas que inervarán los óvulos.

En las placentas, la epidermis interna está diferenciada en tejido de transmisión de características glandulares, el cual está formado por células papilosas alargadas radialmente, dispuestas como una empalizada compacta; su estructura es semejante a la de las células estigmáticas, con citoplasma denso y granuloso y núcleos grandes (Fig. 4 A, p).

En el ápice del ovario, el tejido de transmisión cubre toda la cara interna del ovario, constituyendo el cómpito; a este nivel, el tejido transmisor penetra en la masa parenquimática frente a los haces carpelares dorsales, para dirigirse luego a los estilos.

Los haces placentarios llegan sólo hasta la inserción de la última hilera de óvulos. Los funículos nacen muy juntos sobre las placentas, aproximadamente en la región medio-inferior del ovario. Por esta razón, en corte longitudinal los óvulos se observan en forma de abanico (Fig. 5 A), y en los cortes transversales seriados se los ve cortados en diversas posiciones.

Los óvulos son anátropos y bitégmicos, con micrópila en zig-zag, (Maldonado, 1982) constituida por exóstoma con la abertura desplazada hacia el funículo y endóstoma con abertura central (Fig. 4 C-D, en, ex); la nucela se encuentra girada 180°, en *P. racemosa* y *T. hassleriana* en corte longitudinal generalmente se ubica hacia arriba (Fig. 5 A, 7 A) mientras hacia abajo se halla la rafe; en *T. joelii* este carácter es variable.

El haz ovular recorre el funículo y la rafe finalizando en la cálaza (Fig. 4 C-D, h). Este hacecillo tiene el xilema orientado hacia la nucela y el floema del lado externo, acompañado en *P. racemosa* y en *T. hassleriana* por células taníferas, alargadas, rectangulares, que se pueden ver perfectamente en corte longitudinal.

El tegumento externo sólo posee dos capas de células, la epidermis exterior es de células muy pequeñas, cuadradas o rectangulares en transcorte, de citoplasma denso y núcleo conspicuo. La epidermis interna es de células muy grandes, aproximadamente rectangulares o cuadrangulares en corte transversal, con paredes delgadas. El tegumento interno tiene tres capas, la epidermis externa y la interna de células muy pequeñas (Fig. 4 C, te, ti).

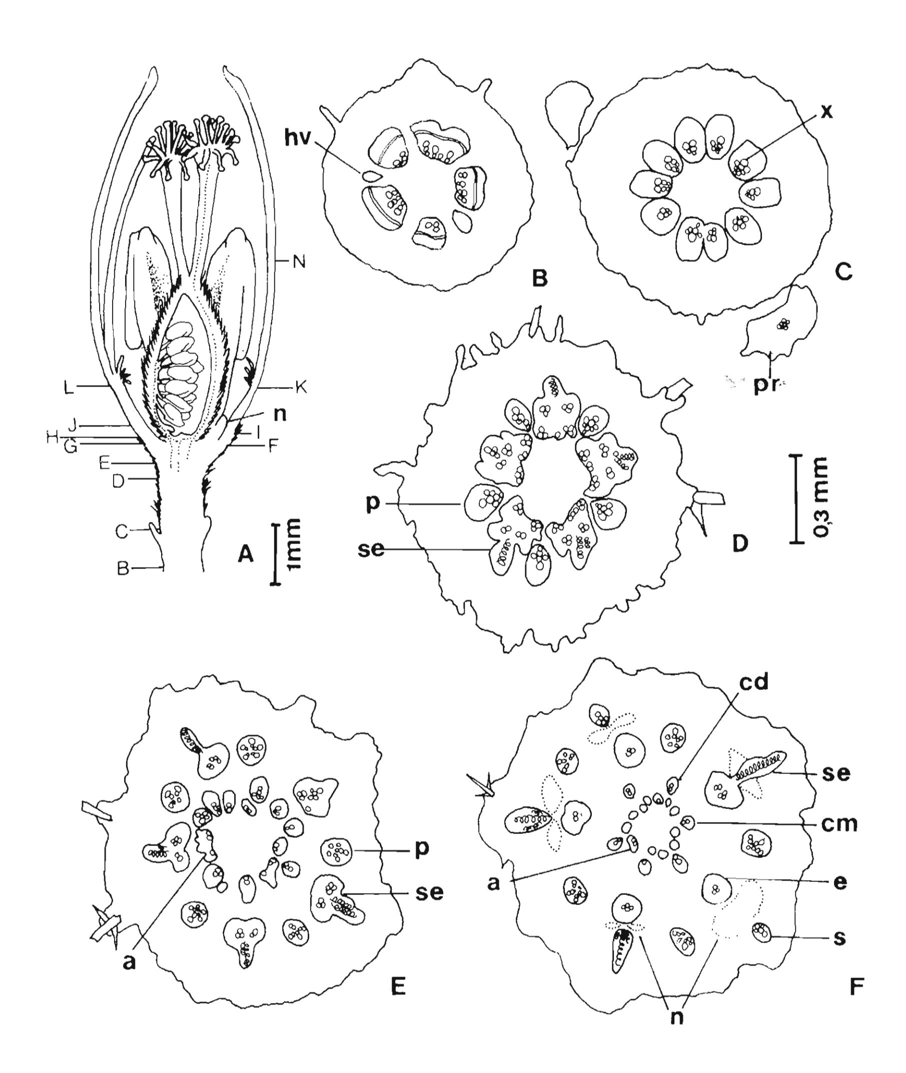


Fig. 5: Vascularización floral de *Piriqueta racemosa*. A: corte longitudinal por flor longistila próxima a la antesis; B-F: cortes transversales por flor brevistila, a sucesivos niveles desde el pedicelo como se indica en A. Abreviaturas: a: estela axial; cd: traza carpelar dorsal; cm: traza carpelar marginal; e: traza estaminal; hv: traza vestigial; n: tejido nectarífero; p: traza petalar; pr: profilo; s: traza sepalar; se: complejo sépalo-estaminal; x: vasos del xilema.

La nucela, está formada por células de forma irregular, con paredes delgadas, sin espacios intercelulares. El saco embrionario se encuentra cerca del micrópilo cubierto por la caliptra nucelar (Rutishauser, 1982) constituida por dos o tres capas de células (Fig. 4 C, n, cn).

La base del funículo se halla tapizada por tejido de transmisión. Inmediatamente junto a la inserción del funículo en el óvulo, se encuentra sobre la rafe una protuberancia casi anular en vista superficial, que constituirá el arilo de la semilla (Fig. 4 C, D, a), considerado por algunos autores como un tercer tegumento (Fahn, 1978).

Hay un estilo por cada hoja carpelar, de sección subcircular a triangular, que en *Piriqueta* posee una pequeña hendidura del lado interno en correspondencia al hacecillo estilar. Está formado por parénquima con células redondeadas en transcorte, dispuestas radialmente, con paredes algo engrosadas, que dejan pequeños espacios intercelulares entre sí. El tamaño de las células disminuye gradualmente desde la periferia hasta el tejido de transmisión.

La epidermis está formada por células de sección redondeada, la mayoría de las cuales son taníferas en *T. hassleriana* (Fig. 4 B).

El haz estilar es la continuación del hacecillo dorsal carpelar; es un hacecillo colateral, excéntrico; en el centro se halla una columna de tejido transmisor cuyas células son muy pequeñas en corte transversal y de contenido muy denso (Fig. 4 B, he, tt).

En *Piriqueta* el estilo presenta un pequeño canal, de 24-50 μm de diámetro, tapizado por tejido de transmisión. Al llegar al estigma, el estilo se ensancha, el tejido de transmisión llena totalmente el canal, cerrándolo y las ramas estigmáticas se separan simultáneamente, constituídas exclusivamente por tejido de transmisión.

En *T. joelli* las ramas estigmáticas se separan en forma sucesiva, siempre del lado exterior del estilo y cada una vuelve a subdividirse varias veces. También se hallan constituidas exclusivamente por tejido transmisor y la epidermis, también de características glandulares, posee células papilosas.

Las ramas basales del estigma de *T. hassleriana* poseen el tejido transmisor constituyendo una columna central; las 9-10 ramas apicales sólo presentan la epidermis diferenciada en tejido transmisor.

Vascularización

1. *Piriqueta racemosa*

La estela que ingresa al pedúnculo floral se halla constituida por cinco haces colaterales abiertos (Fig. 5 B), o a veces cuatro, y en ese caso uno de ellos se divide radialmente.

Los profilos son bracteólas rudimentarias que pueden o no estar vascularizadas. En el caso de poseer vascularización, las trazas que se desviarán al profilo aparecen en el transcorte del pedúnculo como pequeñas trazas vestigiales con sólo dos o tres vasos, o simplemente como trazas procambiales (Fig. 5 B, hv). La diferenciación del procambium es acrópeta, pero tal vez por el hecho de que los profilos son rudimentarios, la traza procambial no completa su diferenciación, hay discontinuidad xilemática, y solamente se observan a nivel del profilo dos o tres elementos traqueales de muy pequeño diámetro (Fig. 5 C, pr).

Cada hacecillo de la estela sufre una división radial, por lo que en el pedicelo floral aparecen 10 haces vasculares colaterales (Fig. 5 C). Al entrar al receptáculo divergen 10 trazas, cinco constituirán los complejos sépalo-estaminales y alternando con éstos, las otras cinco serán los haces petalares (Fig. 5 D, p, se).

Cada traza constituye aproximadamente el 80% del tejido vascular del haz que la originó, quedando el porcentaje restante como hacecillo axial, así la estela persiste formando un complicado sistema de hacecillos poco diferenciados y áreas interfasciculares hacia el interior de las trazas del perianto (Fig. 5 E, a).

Las trazas petalares al originarse son colaterales (Fig. 5 D, p) pero inmediatamente aparecen constituidas por varios grupos de vasos dispuestos radialmente rodeados completamente por floema (Fig. 5 E, p). Ya en el tubo floral desaparece el floema interno, y el hacecillo adopta la forma de un abanico amplio (Fig. 6 J, p) que en la garganta se divide radial y tangencialmente en cuatro porciones; las dos internas se sueldan para continuar como haz dorsal del pétalo (Fig. 6 K, pd) y las dos externas ingresarán a dos sépalos contiguos como haces marginales (Fig. 6 K, sm). El

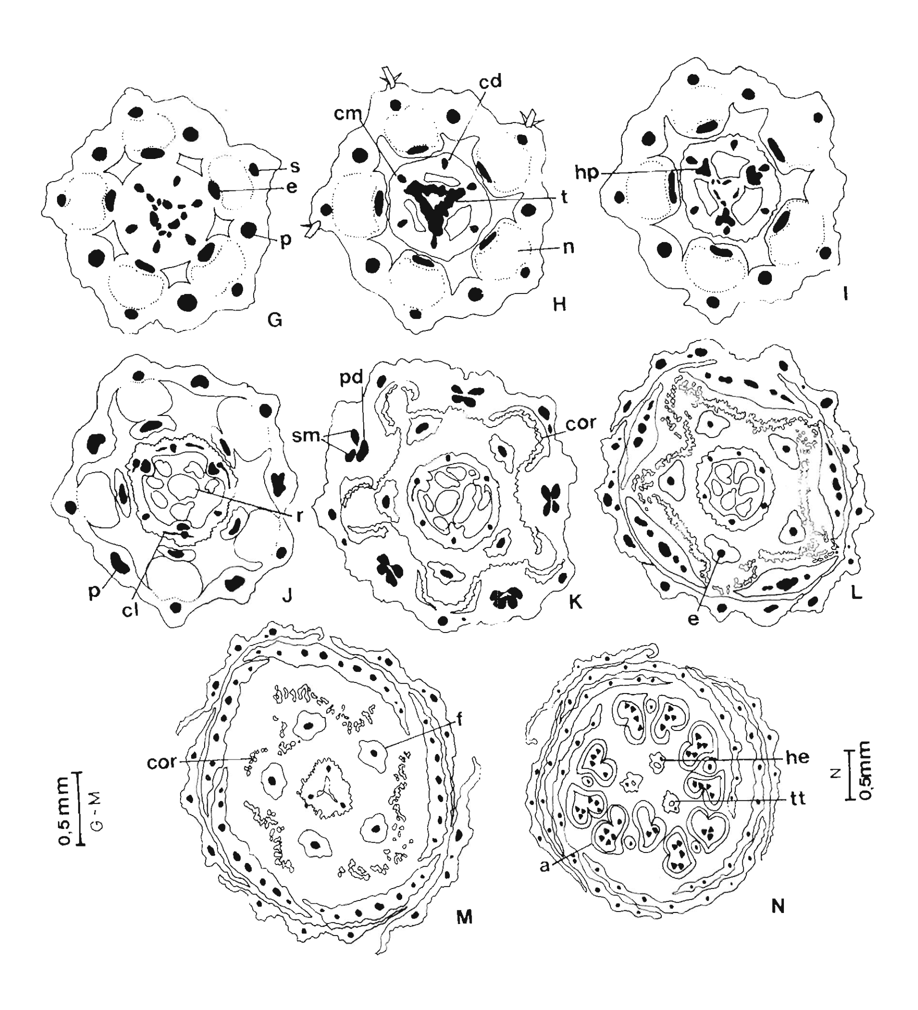


Fig. 6: Vascularización floral de *Piriqueta racemosa*. G-N: cortes transversales a sucesivos niveles como se indica en Fig. 5, A. Símbolos: sistema vascular en negro. Abreviaturas: a: teca madura; cd: haz carpelar dorsal; cl: haces carpelares laterales; cm: haz carpelar marginal; cor: corona; e: haz estaminal; f: filamento estaminal; he: haz estilar; hp: haz placentario; n: nectario; p: haz petalar; pd: haz dorsal del pétalo; r: prominencia basal de la cavidad ovárica; s: haz sepalar; sm: haces sepalares marginales; t: triángulo vascular; tt: tejido transmisor.

haz dorsal del pétalo se ramificará varias veces más para constituir la red vascular del mismo (Fig. 6 L-N).

Los complejos sépalo-estaminales (Fig. 5 E, se) al separarse de la estela están formados por dos o tres grupos de vasos dispuestos en forma de abanico, rodeados externamente por tejido floemático.

Al alejarse de la estela, cada complejo sépalo-estaminal se divide en tres porciones (Fig. 5 E-F, se); la central se dirige hacia el exterior del receptáculo constituyendo la traza sepalar (Fig. 5 F, s) y las porciones laterales, al quedar enfrentadas forman un hacecillo concéntrico que es la traza estaminal (Fig. 5 F, e).

En sólo una de las flores estudiadas se observó como excepción, que una de las trazas sepalares y su correspondiente traza estaminal, se originaron independientemente de la estela, sin formar el típico complejo sépalo-estaminal.

Las trazas sepalares al separarse del complejo son colaterales y pequeñas, el xilema posee tres hileras de vasos, y un casquete floemático. Ya en los lóbulos del cáliz tanto el haz dorsal como los marginales originan la red de hacecillos laterales (Fig. 6, L-M).

Cáliz, corola y androceo se hallan soldados en la base constituyendo un tubo de naturaleza apendicular en el que están presentes los haces correspondientes a cada pieza floral (Fig. 6 G-I).

Los filamentos estaminales son opuestos a los sépalos y presentan nectarios interpuestos entre sus respectivas bases (Fig. 6 H-I, n).

Mientras cáliz y corola permanecen soldados formando un tubo, los filamentos quedan libres por encima del nectario (Fig. 6 J-K). En la garganta se inserta la corona, que es anular y no está vascularizada (Fig. 6 K, cor).

Los estambres se hallan inervados por un haz concéntrico anficribal. Este haz recorre el filamento y termina ciego en el conectivo, sin ramificarse (Fig. 6 L, e).

Luego de la separación de las trazas del perianto y del androceo se separan de la estela dos verticilos de trazas que se encargan de la vascularización del ovario: tres trazas dorsales y alternadamente, tres tra-

zas marginales (Fig. 5 F, cd, cm). Las últimas son trazas compuestas, producto de la fusión de los haces marginales de carpelos adyacentes.

Después de la salida de los haces carpelares, la estela se presenta constituida por 10 ó 12 hacecillos muy pequeños (Fig. 5 F, a). En este nivel, el tubo floral se separa de la pared del ovario (Fig. 6 G).

En los siguientes cortes se observa que los hacecillos situados hacia el interior de los haces carpelares dorsales, cambian su recorrido; siguiendo un curso horizontal, se desvían hacia los haces carpelares marginales adyacentes, formando un triángulo vascular (Fig. 6 G-H, t). Donde estos hacecillos alcanzan los haces marginales, el xilema de los primeros queda enfrentado al de estos últimos, y el floema se ubica a ambos lados en forma de dos casquetes; en algunos sectores el floema parece rodear casi por completo al xilema. De esta forma los haces de la estela se resuelven en tres haces placentarios (Fig. 6 I, hp).

El final del eje floral determina, dentro de la cavidad ovárica, una prominencia apenas notable en el corte longitudinal (Fig. 5 A). Esta deja frente a los haces dorsales tres depresiones, que en transcorte tienen la apariencia de un ovario trilocular (Fig. 6 H-I); sin embargo, tres o cuatro cortes más arriba (36 a 40 μm), esta prominencia (Fig. 6 J, r) desaparece, viéndose en transcorte una sola cavidad ovárica.

Los haces placentarios son los encargados de la vascularización de los óvulos. De ellos salen pequeñas trazas, que entran a los óvulos a través del funículo, recorren la rafe y finalizan en la cálaza.

Tanto de los haces dorsales como de los haces marginales salen trazas de menor tamaño que recorren la pared ovárica como haces laterales (Fig. 6 J, cl). Aproximadamente en la mitad del ovario, los haces placentarios terminan luego de inervar la última hilera de óvulos, quedando las placentas reemplazadas por una protuberancia parenquimática en correspondencia al haz marginal del ovario (Fig. 6 K).

Los haces marginales terminan en el ápice del ovario, tan sólo quedan los haces dorsales (Fig. 6 M), que irrigan los estilos, acompañados en su trayectoria por el tejido de transmisión (Fig. 6 N, he, tt).

En la parte superior el estilo se ensancha; el haz estilar se divide dicotómicamente varias veces hasta dar tantos haces como ramas tiene el

estigma (generalmente 12 a 15). El tejido vascular llega sólo hasta la base de las ramas estigmáticas.

En algunas de las flores estudiadas se encontraron cuatro carpelos en lugar de los tres que habitualmente poseen; en ese caso hay cuatro haces dorsales, cuatro marginales, y en correspondencia, cuatro placentas e igual número de estilos. Otra anomalía observada fue un pétalo con dos haces en lugar del único dorsal habitual.

2. *Turnera hassleriana*

El pedúnculo puede estar soldado totalmente al pecíolo o presentar una breve porción apical libre. Los profilos, bien desarrollados, se insertan en la base del receptáculo. Los filamentos estaminales están soldados al perianto sólo en la parte basal.

La vascularización floral procede de la sifonostela ectofloica que inerva el pedúnculo, dejando una médula parenquimática en el centro (Fig. 7 B). El xilema de esta sifonostela está formado por vasos dispuestos en series radiales (de dos a ocho elementos de altura) muy próximas entre sí, separadas por una o dos filas de células parenquimáticas.

De la estela salen dos trazas opuestas (Fig. 7 C, pr), que rápidamente se separan del cilindro vascular. Simultáneamente, aparecen dos costillas en el pedúnculo y el corte transversal ya no es circular, sino elíptico (Fig. 7 C). Estas dos costillas constituirán los profilos.

Las dos trazas se dirigen hacia estas costillas, y al separarse de la estela, toman rápidamente un curso horizontal, de manera que los elementos vasculares se pueden ver en vista longitudinal, lo mismo que el parénquima de los profilos.

En algunas de las flores estudiadas se observa la división del haz del profilo, dando uno o dos más pequeños que se separan lateralmente. En ese caso, el profilo queda inervado por dos o tres haces vasculares (Fig. 7 E-G).

Por encima de la inserción de los profilos, de la estela se desvían diez trazas (Fig. 7 E).

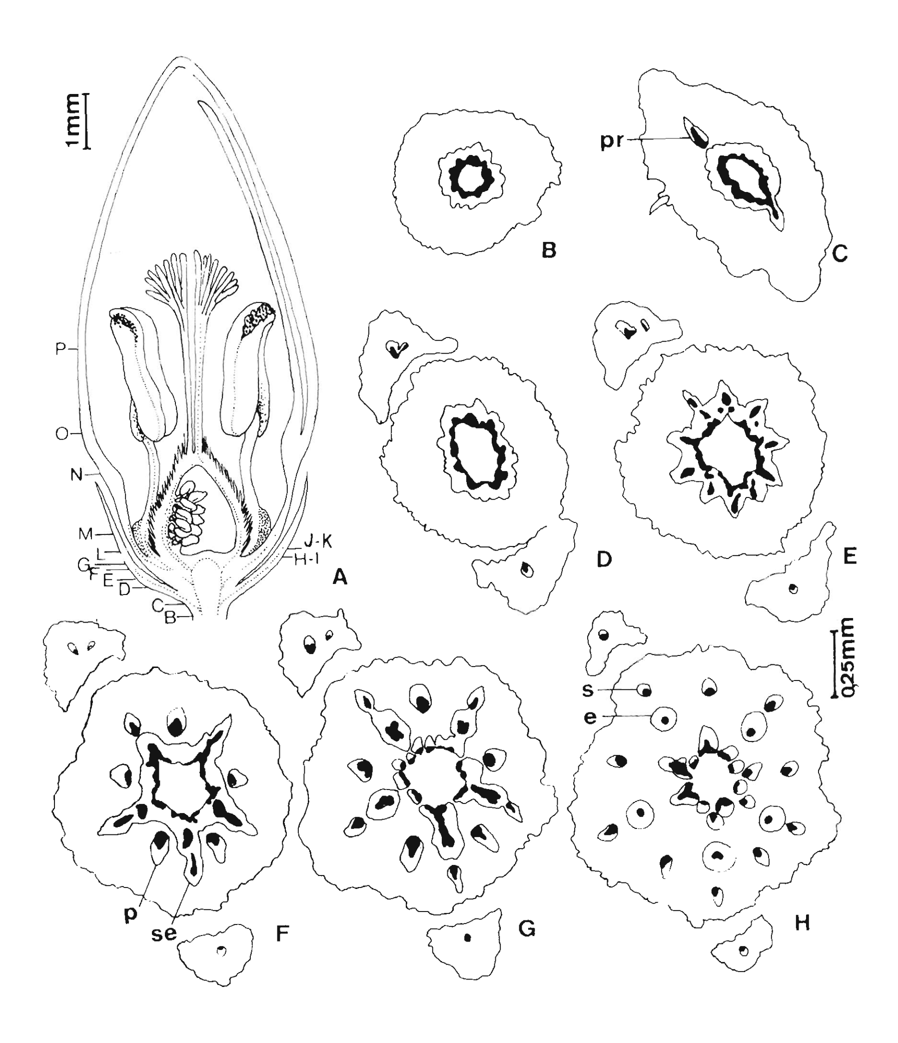


Fig. 7: Vascularización floral de *Turnera hassleriana*. A: corte longitudinal de la flor. B-H: cortes transversales según los planos indicados en A. Símbolos. floema en blanco y xilema en negro. Abreviaturas: e: traza estaminal; p: traza petalar; pr: trazas del profilo; s: traza sepalar; se: complejo sépalo-estaminal.

En transcorte los tejidos vasculares de las trazas se ven casi en vista longitudinal, debido a que toman curso oblicuo u horizontal para alejarse de la estela y se visualizan los espesamientos secundarios de los elementos traqueales. La estela presenta los vasos como poros en transcorte debido a su posición vertical.

Cuando estas trazas se separan de la estela, su lugar queda momentáneamente ocupado por células parenquimáticas que luego son reemplazadas por haces de procambium que completan la circunferencia de la estela (Fig. 7 F).

Cinco de las diez trazas, alternadamente dispuestas (Fig. 7 F, p) constituyen las trazas petalares. Las cinco trazas restantes siguen unidas a la estela (Fig. 7 F, se), pero pronto se alargan en dirección radial, alinéandose con las trazas petalares (Fig. 7 G). Estas trazas son compuestas, forman complejos sépalo-estaminales (Fig. 7 F, se) que pronto se dividen en dos trazas: una externa o sepalar en la que se distingue el xilema rodeado exteriormente por un casquete floemático, y una interna o estaminal (Fig. 7 H, e-s). Estas trazas mantienen su curso independiente a lo largo del receptáculo (Fig. 7 H; 8 I-J).

En el tubo del perianto los haces sepalares se dividen dando primero dos haces laterales pequeños (Fig. 8 N). Tanto éstos como el haz que los originó vuelven a dividirse formando una red de haces menores. Los haces petalares aumentan gradualmente de diámetro, el xilema se ubica en forma de abanico rodeado por floema del lado externo; simultáneamente aparecen las expansiones laterales que corresponden a las bases de las láminas de los pétalos (Fig. 8 N-O). Al mismo tiempo, en dirección a estas expansiones, el haz petalar origina dos haces (Fig. 8 O, pl), que pronto vuelven a dividirse.

Por último, el hacecillo petalar se divide en cinco porciones: las dos internas y la central constituyen los haces laterales y el haz dorsal del pétalo respectivamente, en tanto que las exteriores forman los haces marginales de dos sépalos adyacentes (Fig. 8 O, sm). Las tres venas mayores de los sépalos forman costillas sobre la cara abaxial (Fig. 8 P).

Los haces petalares laterales sufren nuevas divisiones en su recorrido a medida que se van separando del haz dorsal y constituyen la red

Al separarse las ramas estigmáticas, el haz estilar se divide en dos, y lo mismo ocurre con el tejido de transmisión que sigue acompañando los haces vasculares.

Las ramas volverán a dividirse varias veces, pero previamente lo hará el haz vascular. Finalmente cada estigma aparece formado por 9-10 ramas, que sólo poseen tejido transmisor; el tejido vascular ya ha desaparecido.

3. *Turnera joelii*

El pedúnculo floral está soldado en toda su longitud al corto pecíolo de la hoja axilante. Los profilos son grandes, están soldados al receptáculo separándose en su borde superior. Los filamentos estaminales se hallan soldados a la uña de los pétalos, a su vez adnatas al tubo calicino, delimitando un bolsillo nectarífero entre cada filamento y el sépalo opuesto. Esta estructura fue descripta como hipanto apendicular (Arbo, 1986).

Se analizó la vascularización desde el nudo de la hoja axilante. Allí se originan tres trazas: una traza mediana y dos trazas laterales, constituyendo un nudo trilacunar (Fig. 9 B). La traza mediana está formada por cuatro hacecillos que pronto se ubican formando un círculo (Fig. 9 C, tm). Los dos haces internos serán los encargados de vascularizar el pedúnculo floral en tanto que los dos externos constituirán la provisión vascular del pecíolo de la hoja axilante (Fig. 9 E). Las trazas laterales vascularizarán los nectarios foliares, que se ubican en la unión del pecíolo y la lámina (Fig. 9 B-E, ln).

El par de haces internos, correspondientes al pedúnculo de la flor, por sucesivas divisiones reconstituyen un círculo de hacecillos, a la vez que se esboza la separación de pedúnculo y pecíolo (Fig. 9 E-F).

Fig. 9: Vascularización floral de *Turnera joelii*. A: corte longitudinal por flor próxima a la antesis; B-D: cortes transversales del nudo de la hoja axilante a sucesivos niveles; E: transcorte de pedúnculo-pecíolo; F-I: cortes transversales de la flor a sucesivos niveles desde el pedúnculo. Abreviaturas: ln: traza para los nectarios foliares; p: traza petalar; pr· traza del profilo; se: complejo sépalo-estaminal; sec: complejo sépalo-estamino-carpelar; tm: traza foliar mediana.

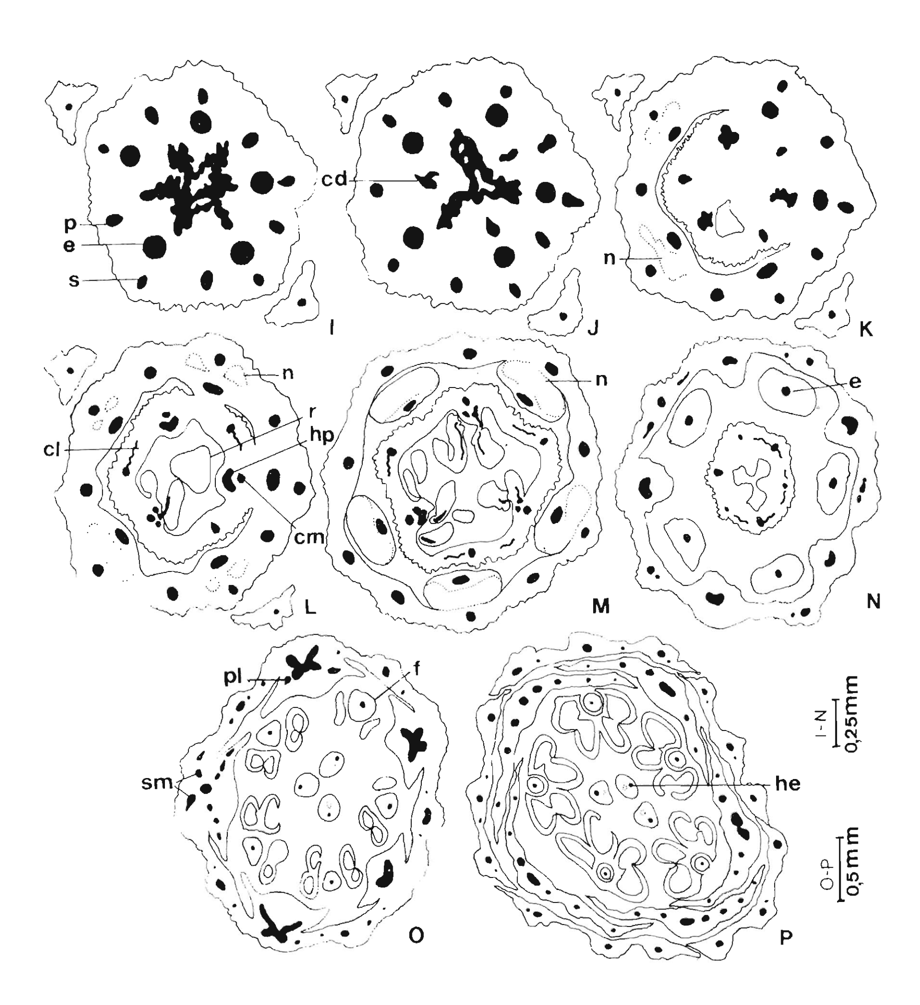


Fig. 8: Vascularización floral de *Turnera hassleriana*. I-P: transcortes por los planos indicados en Fig. 7 A. Abreviaturas: cd: traza carpelar dorsal; cl. haces carpelares laterales; cm: haz carpelar marginal; e: haz o traza estaminal; f: filamento estaminal; he: haz estilar; hp: haz placentario; n: nectario; p: traza petalar; pl: haces laterales de los pétalos; r: prominencia basal de la cavidad ovárica; s: traza sepalar; sm: haces marginales de los sépalos.

vascular del pétalo. Al separarse del cáliz la lámina del pétalo posee unos siete hacecillos incluyendo el haz dorsal que originó los demás (Fig. 8 P).

El haz estaminal aparece inicialmente como un cordón de procambium, con algunos vasos diferenciados en su interior; este haz concéntrico corre indiviso hasta el conectivo (Fig. 8 N, e).

En el receptáculo, por encima del nacimiento de las trazas sépalo-estaminales, la estela aparece constituida por numerosos cordones de procambium en los cuales se han diferenciado grupos de elementos xilemáticos, y sólo en algunas zonas se reconoce floema diferenciado (Fig. 7 H).

Pronto comienza a separase otro verticilo de trazas. La estela axial adopta la forma de una estrella de seis puntas, cuyos vértices son los esbozos de las trazas carpelares (Fig. 8 I). Las tres primeras que se separan son las trazas carpelares dorsales (Fig. 8 J, cd) quedando las tres restantes unidas a la estela formando un triángulo vascular (Fig. 8 J).

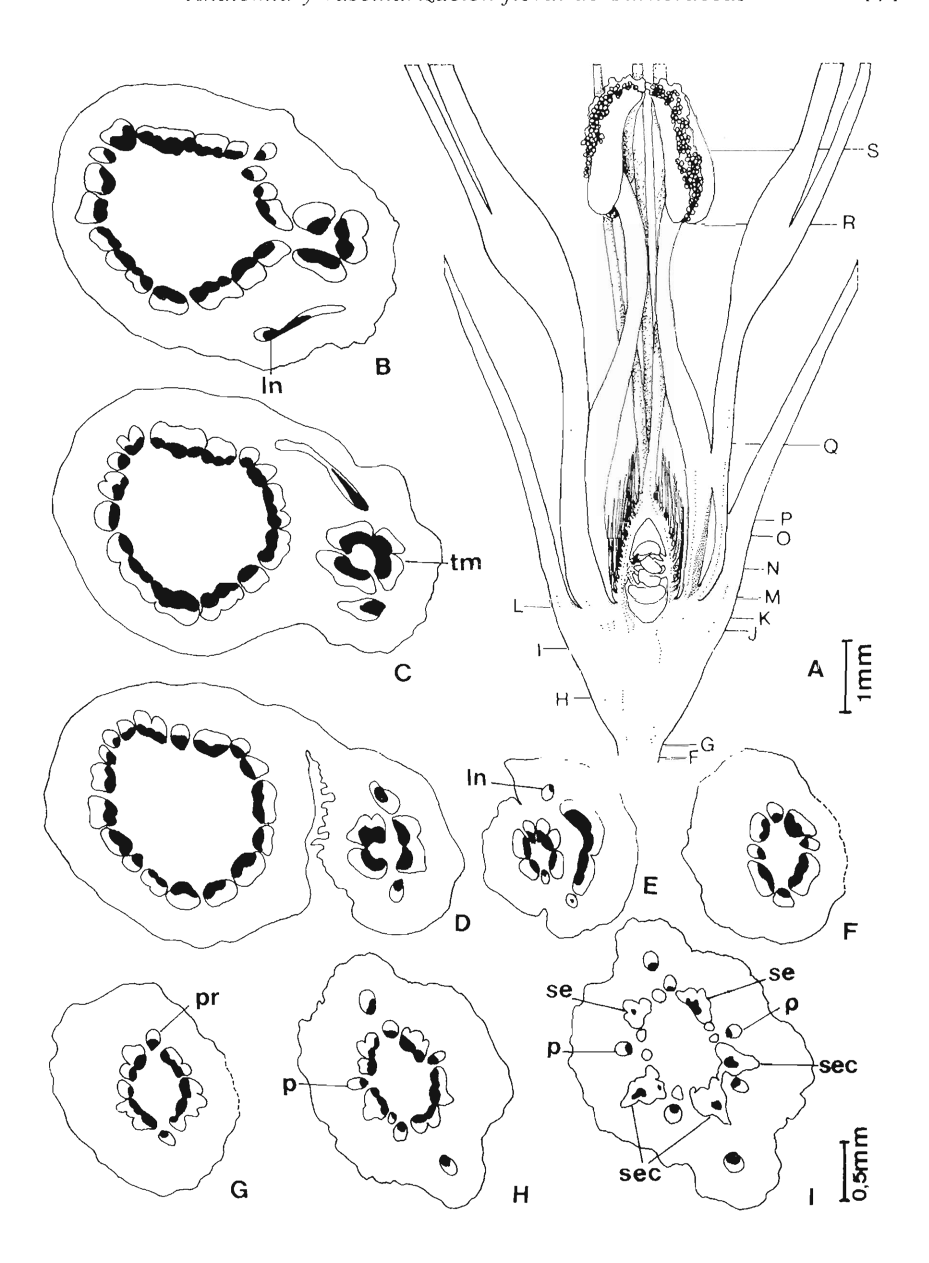
Este triángulo vascular se fracciona en tres porciones, cada una de las cuales es una traza compleja (Fig. 8 K), que enseguida se divide dando un haz carpelar marginal (Fig. 8 L, cm) y dos o tres haces que se encuentran invertidos con respecto al primero, con el xilema enfrentado al xilema del haz marginal y el floema en dirección a la cavidad ovárica. Estos haces invertidos se reunen formando el haz placentario (Fig. 8 L, hp).

Al visualizarse en transcorte la base de la cavidad ovárica, se observa en el centro del lóculo una pequeña masa parenquimática (Fig. 8 L, r). Esta masa marca el ápice del eje floral y sobresale por ser ligeramente convexa, tal como se ve en corte longitudinal (Fig. 7 A). Puede presentar a veces tres pequeñas depresiones visibles en corte transversal.

Toda la pared ovárica se halla recorrida por una red de haces laterales (Fig. 8 L, cl), que nacen tanto de los haces dorsales como de los marginales.

El haz placentario origina los haces que inervan los óvulos (Fig. 8 M) y termina por encima de los óvulos apicales.

Los haces marginales terminan al cerrarse la cavidad ovárica, su lugar queda ocupado por una masa de células que contienen drusas. Los haces dorsales continúan su recorrido yendo uno a cada estilo (Fig. 8 O-P).



S
R
Q
P
O
N
M
K
J
L
I
H
G
F
A
1mm
B
ln
C
tm
D
E
ln
F
G
pr
H
p
I
se
se
p
p
sec
sec
0,5mm

De la estela se separan dos trazas opuestas, que serán las encargadas de vascularizar los profilos (Fig. 9 G, pr). Estas trazas salen perpendicularmente al pecíolo de la hoja axilante, cuya posición está señalada por la herida que quedó al desprender la flor (Fig. 9 F-G, con línea de puntos).

Con la salida de este par de trazas, la estela del pedúnculo queda dividida en dos grandes arcos, donde es difícil delimitar los hacecillos porque, si bien hay angostas áreas parenquimáticas también hay porciones de procambium que unen los hacecillos entre sí.

Dado que los profilos se hallan soldados en su porción basal al receptáculo, las trazas que los inervan se observan constantemente en vista oblicua al alejarse de la estela axial (Fig. 9, H-I y 10, J-K).

Se considera la salida del primer verticilo de trazas como la base del receptáculo floral. Inicialmente se desvían cinco trazas que al individualizarse constituirán las trazas petalares (Fig. 9 H, p).

Posteriormente se separan cinco trazas complejas. Dos complejos están constituidos por una gran masa de procambium y sólo del lado externo se hallan algunos vasos diferenciados. Estas trazas son complejos sépalo-estaminales (Fig. 9 I, se).

Los tres complejos restantes incluyen trazas carpelares, formando complejos sépalo-estamino-carpelares (Fig. 9 I, sec). Estos se fragmentan en una traza externa compuesta que será un complejo sépalo-estaminal y una traza interna que será en dos de ellos la traza carpelar dorsal (Fig. 10 J, se, cd) y en el tercero una traza carpelar marginal, ubicada entre las dos anteriores (Fig. 10 J-K, cd, cm).

En algunas flores se observó que las trazas carpelares tenían un origen simple, es decir que una sola traza se desprende del lado interno del complejo sépalo-estamino-carpelar; otras veces poseen un doble origen: dos pequeñas trazas colaterales que se acercan hasta fusionarse.

Las trazas carpelares restantes se separan de la estela independientemente, ubicados entre los haces petalares y complejos sépalo-estaminales (Fig. 10 J, cm, cd).

Tres trazas carpelares se separan primero de la estela; son las correspondientes a los haces carpelares dorsales (Fig. 10 J, cd).

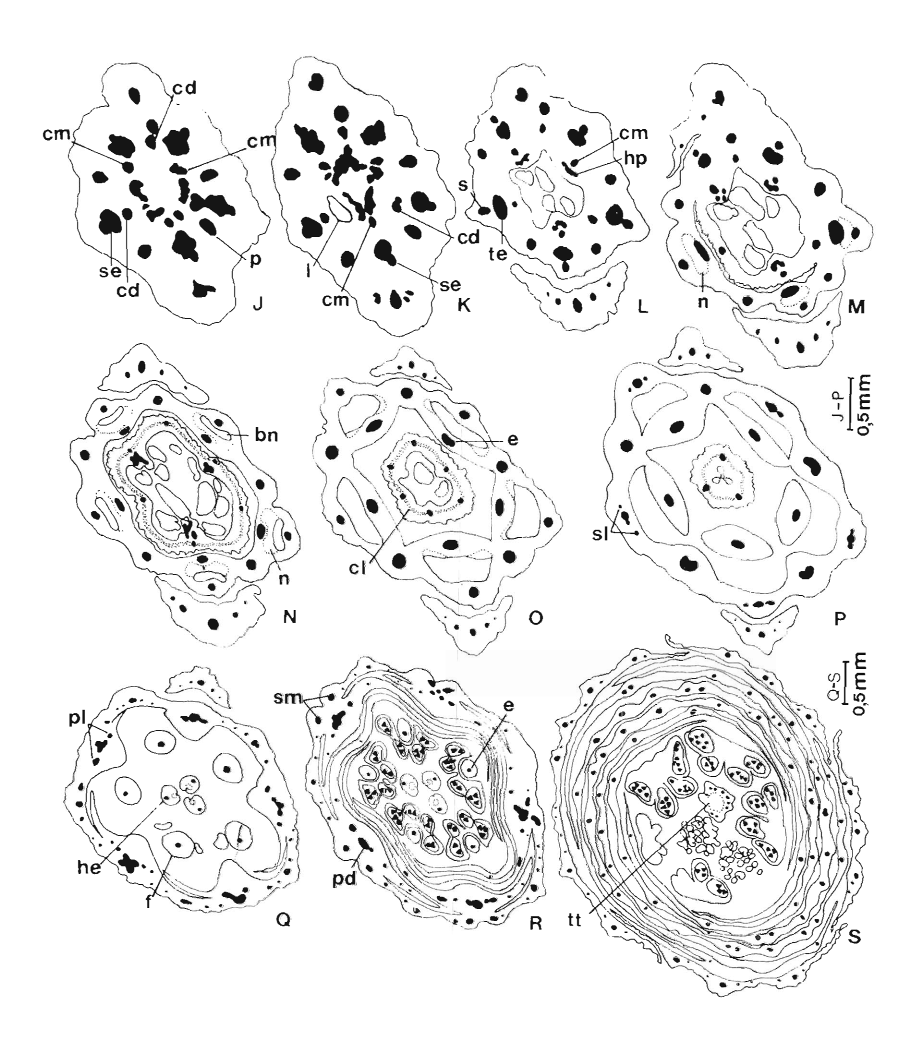


Fig. 10: Vascularización floral de *Turnera joelii.* J-S: transcortes por los planos indicados en Fig. 9 A. Abreviaturas: bn: bolsillo nectarífero; cd: traza carpelar dorsal; cl: haces carpelares laterales; cm: traza carpelar marginal; e: haz estaminal; f: filamento estaminal; he: haz del estilo; hp: haz placentario; l: lóculo; n: nectario; p: traza petalar; pd: haz dorsal del pétalo; pl: haces laterales de los pétalos; s: traza sepalar; se: complejo sépalo-estaminal; sl: haces laterales del sépalo; sm: haces marginales de los sépalos; te: traza estaminal; tt: tejido de transmisión.

Frente a las trazas carpelares marginales la estela, que queda constituida prácticamente sólo por cordones de procambium, se fracciona en tres grupos, en un esbozo de triángulo vascular (Fig. 10 K). Se constituyen así los tres haces placentarios que corren paralelos a los haces carpelares marginales (Fig. 10 L, cm, hp).

Los complejos sépalo-estaminales se dividen, hacia la periferia se diferencia un haz colateral, quedando hacia el interior una gran masa procambial. El hacecillo colateral constituye el haz sepalar en tanto que la masa procambial constituye la traza estaminal (Fig. 10 L, s, te).

En este nivel ya se ve la cavidad ovárica, definiendo un ovario semiínfero (Fig. 10 K, l); la base puede ser plana, o presentar tres depresiones ubicadas frente a cada haz dorsal del ovario, en la fig. 10 K aparece una de ellas, señalada como "l".

Luego que las trazas de sépalos, pétalos, estambres y carpelos se hallan perfectamente individualizadas, se separa la pared del ovario del tubo floral, en este mismo nivel se separan los profilos, que poseen un haz central y tres o cuatro hacecillos laterales derivados de éste (Fig. 10 L.M).

La separación del tubo floral de la pared carpelar se produce a un nivel superior considerando la aparición de la cavidad ovárica; ésto indica que el ovario se halla parcialmente inmerso. Además a este nivel, si bien los haces petalares y los haces carpelares dorsales y marginales están perfectamente individualizados, los complejos sépalo-estaminales aún se están dividiendo (Fig. 10 K-L).

Entre los haces sepalares y los haces estaminales, aparece tejido glandular (Fig. 10 M, n). En un nivel superior se observa una cavidad o bolsillo nectarífero (Fig. 10 N, bn) entre este tejido y el parénquima que rodea al haz del sépalo.

Al nivel del ápice del ovario, el filamento estaminal que formaba uno de los lados del bolsillo nectarífero, se separa del tubo floral, dejando al tubo constituido sólo por sépalos y pétalos soldados (Fig. 10 P). El haz estaminal llega al conectivo sin dividirse (Fig. 10 R, e).

En el tubo del perianto, los haces petalares están situados en costillas cada vez más prominentes que constituyen la uña del pétalo; estos haces que gradualmente adoptan forma de abanico amplio, originan de sus

bordes dos pares de haces que se dirigen hacia la lámina del pétalo (Fig. 10 Q, pl).

Luego de la salida de varios haces petalares laterales, cada haz petalar sigue formando un abanico amplio con varias filas radiales de vasos rodeados exteriormente por un casquete floemático.

Cuando la lámina del pétalo se halla desplegada, con tres o cuatro haces laterales a cada lado, el haz principal se fragmenta en cinco porciones; la central y las laterales más externas reconstituirán el haz dorsal del pétalo (Fig. 10 R, pd); las porciones intermedias se desvían hacia el exterior formando los haces marginales de dos sépalos contiguos (Fig. 10 R, sm).

Del haz dorsal del pétalo se separan pares de haces laterales a lo largo de su recorrido. Lo mismo ocurre con los tres haces de los sépalos (Fig. 10 R-S).

Los haces dorsales y marginales que inervan la pared carpelar son colaterales; de éstos salen haces importantes que recorren la pared carpelar conectándolos (Fig. 10 O, cl). Dichos haces laterales se observan en vista longitudinal por su recorrido horizontal en los carpelos y aún son procambiales, poseen células de contenido citoplasmático muy denso y núcleos conspicuos. En ciertos sectores se observan algunos elementos xilemáticos con espesamientos helicoidales de la pared secundaria.

Los óvulos se hallan insertos en el sector medio del ovario inervados por haces que nacen en los haces placentarios; éstos últimos terminan con los últimos haces ovulares.

Son los haces dorsales y marginales los que llegan a la porción superior del ovario (Fig. 10, O); a este nivel, los haces marginales se dividen en dos o tres ramas menores. En el ápice del ovario sólo quedan los haces dorsales (Fig. 10 P) que continúan indivisos a cada estilo, ubicándose excéntricamente en el estilo y externamente con respecto al tejido de transmisión (Fig. 10 Q-R).

Antes de llegar al estigma, el haz estilar se divide dicotómicamente varias veces (Fig. 10 S), resultando cinco o seis pequeños hacecillos en posición subepidérmica, en tanto que el tejido transmisor ocupa la mayor parte (Fig. 10 S, tt).

Estos haces estigmáticos vuelven a dividirse antes de terminar ciegos. Luego de ésto se produce la salida de las ramas estigmáticas formadas sólo por tejido transmisor.

Discusión y conclusiones

Anatomía floral

Profilos: Son rudimentarios en *P. racemosa,* insertándose en la articulación pedúnculo-pedicelo. Están constituidos por parénquima clorofiliano con algunas drusas y sólo ocasionalmente se encuentran vascularizados. En *Turnera hassleriana* se insertan en la unión del pedúnculo con el receptáculo, son más desarrollados, están constituidos por un parénquima clorofiliano especializado, con campos primarios de puntuación notables y tienen un haz principal y varios haces laterales. Los profilos de *T. joelii* anatómicamente son semejantes a los de *T. hassleriana* pero se hallan soldados al receptáculo en toda su longitud, separándose en la base del tubo floral.

En ambas especies de *Turnera* se hallaron emergencias glandulares a lo largo del margen del profilo.

Indumento: *P. racemosa* tiene como carácter genérico los pelos porrecto-estrellados, además es la única especie que posee pelos simples pluricelulares. *Turnera* presenta pelos simples largos o cortos.

En *T. hassleriana* es muy llamativa la presencia de células taníferas y drusas en casi todos los órganos de la flor. *T. joelii* no posee células taníferas, pero son abundantes las células con drusas.

Tubo floral y nectarios: anatómicamente el tubo floral se diferencia del receptáculo, por el menor tamaño de las células y la forma de las mismas. En la base del tubo floral, aparecen en todos los casos cinco masas de tejido nectarífero interpuestas entre la vena principal de cada sépalo y el correspondiente haz estaminal. Al separarse el filamento estaminal del tubo floral, en *Piriqueta* el nectario queda adherido al tubo del perianto, mientras en *T. hassleriana* y *T. joelii* queda sobre la cara externa del filamento. En esta última especie se forma un bol-

sillo nectarífero entre cada sépalo y la base del filamento estaminal.

Por lo anterior se podría designar al nectario de *P. racemosa* como "extra-estaminal" y como "estaminal" a los de las dos especies del género *Turnera.*

Según Fahn (1953), la tendencia evolutiva en la posición de los nectarios florales es acrocentrípeta, es decir que los nectarios estaminales serían más avanzados. Con este criterio, los nectarios de *Piriqueta* serían menos evolucionados que los de *Turnera.* A su vez, dentro del género *Turnera,* la serie *Leiocarpae* sería menos evolucionada que la serie *Canaligerae.* Si bien en ambas series los nectarios son de naturaleza estaminal, la presencia de bolsillos nectaríferos en *Turnera joelii* sitúa a la serie *Canaligerae* como más evolucionada; igual morfología fue encontrada en *T. ulmifolia* perteneciente a la misma serie (Elias, 1975; Bahadur, 1985).

Corona: Una característica exclusiva de *Piriqueta* es la presencia de corona (Arbo, 1986), en la que se comprobó la ausencia de suministro vascular. Se destaca en ella una epidermis papilosa.

Estambres: Las tecas maduras presentan septos en las dos especies de *Turnera,* en *P. racemosa* sólo se observan restos de los mismos.

En *P. racemosa* y en *T. joelii* se observaron estomas en el conectivo, muy abundantes en la última especie. En las tres especies son llamativas las células epidérmicas de las anteras, que al final quedan encastradas a manera de cuña entre las células del endotecio.

Gineceo: Considerando la posición relativa del gineceo y los demás verticilos florales, que se hallan soldados en su base, las flores se reconocen como períginas.

El ovario presenta un rasgo especial en *T. hassleriana,* que es la presencia de drusas en las capas intermedias del mesófilo del ovario. En *T. joelii* aparece tejido procambial en ese sector.

Tejido de transmisión: Se ha constatado su presencia en todas las porciones del gineceo. Siguiendo a Tilton (1980) se lo ha clasificado en:

a) Tejido de transmisión ovárico, tapizando las placentas y los funículos. Si bien los óvulos se insertan sobre las placentas hasta la mitad o el tercio superior del ovario, las prominencias parenquimáticas que re-

presentan las placentas se continúan hasta el ápice del ovario donde se unen (cómpito), revestidas por tejido transmisor.

b) Tejido de transmisión estilar, formando una columna en el interior de cada estilo, hacia el lado interno del haz conductor. Los estilos son macizos en *Turnera* y en *Piriqueta* presentan un estrecho canal, tapizado por tejido de transmisión. Según la clasificación de Hanf (Wilson, 1939), los estilos de *Turnera* serían cerrados y los de *Piriqueta,* semi-cerrados.

c) Tejido de transmisión estigmático, revistiendo las ramas del estigma. En *Turnera hassleriana,* cada rama posee una columna de tejido transmisor que recubre totalmente el ápice de las mismas, mientras en *Piriqueta* y *T. joelii* las ramas están constituidas en su totalidad por tejido de transmisión.

Vascularización floral

Si bien el suministro vascular es diferente en las tres especies estudiadas, en todas se produce en la base del receptáculo la salida de 10 haces compuestos, que serán los encargados de la vascularización de cáliz, corola y androceo.

Se independizan primero los cinco haces petalares, que en la garganta de la flor se evidencian como haces compuestos fusionados a los haces marginales de dos sépalos adyacentes; esta fusión ya ha sido encontrada en varias familias como *Droseraceae*, *Cruciferae* y *Moringaceae* (Puri, 1951).

En *P. racemosa* el haz petalar dará origen primero a los haces marginales de los sépalos adyacentes, y continuará formando el haz dorsal del pétalo que volverá a dividirse para formar la red que lo inervará. En ambas especies de *Turnera* el haz del pétalo origina haces petalares laterales antes de la separación de los haces marginales de los sépalos; esto significa que la adnación entre cáliz y corola es más extensa que en *Piriqueta.*

T. joelii es la que presenta tubo más largo, ya que los haces marginales de los sépalos se originan muy por encima de la base de la lámina del pétalo.

Los otros cinco haces, dispuestos alternadamente, son las trazas compuestas encargadas de vascularizar el cáliz y los estambres. Si bien la existencia de complejos sépalo-estaminales es un carácter común a ambos géneros, la forma en que este complejo se divide es diferente.

En *Piriqueta* es el complejo se trifurca, originando un haz sepalar externo y dos haces internos que al fusionarse forman el haz estaminal. Este doble origen de la traza estaminal es semejante al encontrado por Rao (1949) en *Turnera ulmifolia.* Según Rao el doble origen estaría dado por el nacimiento de dos trazas posteriormente a la salida de la traza sepalar, pero antes que la laguna formada por ésta se cierre, es decir que Rao no reconoce la existencia de un complejo sépalo-estaminal.

En *T. hassleriana* los haces sepalar y estaminal se individualizan casi inmediatamente al separarse el complejo de la estela, o sea que el complejo tiene un recorrido muy breve.

En *T. joelii* se verificó la existencia de complejos sépalo-estaminales en dos casos; en éstos la separación de la traza estaminal y la traza sepalar se realiza a mayor distancia de la estela. El haz estaminal continúa concéntrico e indiviso hasta el conectivo siendo éste un rasgo común a la mayoría de las Angiospermas. Las tres trazas compuestas restantes son complejos sépalo-estamino-carpelares, dado que llevan soldados del lado interno las trazas carpelares dorsales en dos complejos y una traza carpelar marginal en el tercero. Las trazas carpelares pueden tener un origen simple o doble, como en el caso de las trazas estaminales de *Piriqueta.*

En *Piriqueta* y en *T. joelii* una vez que se desprenden los haces carpelares dorsales y marginales, la estela finaliza formando un triángulo vascular que se resuelve en tres haces placentarios.

En *T. hassleriana,* luego de la salida de los haces para el perianto y el androceo se reconstruye una sifonostela, de la cual inmediatamente se desprenden las trazas carpelares dorsales, quedando un triángulo vascular. Este se separa en tres porciones que también son haces compuestos, pues sólo en la pared del ovario se dividen para dar los haces marginales y los placentarios.

La región donde se observan tres depresiones en la base del ovario sería la zona sinascidiada en un ovario sincárpico, pero al no presentar

septos, el gineceo de las flores estudiadas es paracárpico, con placentación parietal (Strasburger, 1986).

En las tres especies la vascularización del gineceo es semejante, los haces marginales llegan sólo hasta el ápice del ovario siendo los dorsales los que llegarán hasta los estigmas. Los haces placentarios no se prolongan más allá de la inserción de los últimos óvulos.

El ovario presenta haces marginales compuestos, es decir que representan el producto de la fusión de dos haces marginales de carpelos adyacentes, como en la familia *Hydrophyllaceae* (Di Fulvio, 1991).

Existe toda una gradación en la soldadura de haces vasculares: en los complejos sépalo-estaminales y en los sépalo-estamino-carpelares se pueden distinguir durante su recorrido las trazas que los forman; en los haces petalares la soldadura con los haces marginales de los sépalos recién se evidencia en la garganta de la flor cuando se produce su división, mientras que en los haces carpelares marginales esta fusión es máxima y en ningún momento se produce su división.

Piriqueta y *T. hassleriana* presentan ovario súpero. En *Turnera joelii* se encontraron algunas flores en las cuales el ovario es claramente súpero, pero la mayoría de las flores presenta ovario semiínfero; *T. ulmifolia* perteneciente a la misma serie que *T. joelii,* está descripta por Rao (1949) como de ovario semiínfero.

En *T. joelii* la porción basal de los ovarios semiínferos posee los haces carpelares perfectamente individualizados; externamente a la pared carpelar se reconocen los haces correspondientes a pétalos, en tanto los complejos sépalo-estaminales se están dividiendo. El problema es si el ovario se encuentra inmerso parcialmente en un receptáculo cóncavo o si el receptáculo es plano y la pared carpelar está soldada a la base del tubo floral.

Con el estudio morfológico y anatómico de cortes longitudinales de flores frescas se pudo apreciar que además de las diferencias en forma y tamaño de las células del receptáculo y tubo floral, éstos presentan distinto color y textura, pudiendo establecerse externamente una línea divisoria entre ambos. El receptáculo toma la forma de una copa donde se aloja la base de la cavidad ovárica. La base del tubo floral estaría en el nivel donde el ovario y los profilos se separan.

Eames (1961) destaca que en el momento de la antesis los tejidos del perianto y androceo están maduros, mientras ovario y receptáculo recién completarán su desarrollo durante la formación del fruto. Por ello sólo un estudio ontogenético del fruto podría completar la información sobre este punto.

Los géneros *Turnera* y *Piriqueta* han sido descriptos con los sépalos soldados en un tubo calicino 10-nervado, con las uñas de los pétalos adnatas a éste y con los estambres insertos en la base de dicho tubo (Arbo, 1986). La expresión "tubo calicino" sugiere solamente la presencia de un cáliz gamosépalo. En *Turnera* y *Piriqueta* el llamado "tubo calicino" está constituido en la base por la adnación de tres verticilos: cáliz, corola y androceo, cuya fusión no es externamente evidente. En la serie *Canaligerae* esta estructura fue descripta como un hipanto apendicular (Arbo, 1986). Su naturaleza apendicular se constata por que los haces vasculares principales de sépalos, pétalos y estambres son independientes (Eames, 1961).

En *Piriqueta* y en *T. hassleriana* los filamentos se separan cerca de la base, quedando el resto del tubo constituído por cáliz y corola. En *T. joelii* los filamentos están adnatos al perianto casi hasta la garganta de la flor, como ocurre en *Turnera ulmifolia* (Rao, 1949).

Dado que el término hipanto puede ser usado indistintamente para estructuras de naturaleza axial o apendicular, se prefiere usar la expresión "tubo floral", siguiendo a Takhtajan (1991) para describir una estructura estrictamente formada por la fusión de pétalos, sépalos y estambres y por ende claramente apendicular.

Considerando el desarrollo de las piezas florales, el grado de adnación de las mismas y los caracteres citogenéticos, Arbo (1986) ubica a *Piriqueta* en una posición menos evolucionada, a la serie *Leiocarpae* en un lugar intermedio y a la serie *Canaligerae* en la posición más elevada.

La serie *Canaligerae* tiene caracteres más evolucionados tales como la existencia de una máxima adnación de cáliz y corola, ovario semiínfero y nuevas fusiones de haces (complejos sépalo-estamino-carpelares). Estos complejos no aparecen en *T. ulmifolia* Rao (1949) lo que podría indicar una fusión más profunda en *T. joelii* a pesar de tener idéntica morfología floral.

Contrariamente a lo esperado, las flores de *Piriqueta* presentan caracteres afines a *T. joelii* que no se presentan en *T. hassleriana* tales como tener el suministro vascular representado por una estela que termina en los haces placentarios y poseer complejos sépalo-estaminales marcados.

T. hassleriana pertenece a la serie *Leiocarpae* pero presenta ciertos caracteres que al considerarlos individualmente se reconocen como menos evolucionados: la flor inervada por una sifonostela ectofloica y los complejos sépalo-estaminales muy breves.

La información original obtenida en este trabajo confirma la posición más avanzada de la serie *Canaligerae,* y aporta nuevos datos para interpretar la evolución del género *Turnera.* Sin embargo, para apreciar, el valor de estos datos será necesario hacer un estudio más amplio, abarcando varias especies de *Piriqueta* y representantes de todas las series de *Turnera.*

Agradecimientos

El presente trabajo fue dirigido por la Lic. María Mercedes Arbo, a quien expreso mi profundo agradecimiento, pues sin su valiosa colaboración y apoyo constante no hubiera sido posible la realización del mismo.

Esta contribución fue posible en parte gracias a una beca de Pre-Grado de SECYT-UNNE y a los fondos de los PID 511 y 595 del CONICET.

Agradezco al personal del Instituto de Biociencias de la Universidad de São Paulo, Brasil; por el asesoramiento en lo concerniente a técnicas microscópicas. Y a quienes de una u otra forma me brindaron su colaboración.

Bibliografía

Arbo, M.M. 1986. Paraguay: centro importante de especiación en las Turneráceas. Candollea 41 (1): 211-218.

— 1987. *Turneraceae.* Flora del Paraguay. Conservatoire et Jardin botaniques de Genève. Missouri Botanical Garden. 65 pág.

— 1993. Nuevas especies americanas de *Turnera (Turneraceae).* Bonplandia 7:(1-4): 57-93.

Bahadur, B., N. Rama Swan, A. Chaturvedi & S. M. Farooqui. 1985. Flo-

ral nectaries in two species of *Turnera* L. *(Turneraceae)*. New Botanist 12 (2-4): 117-127.

Berger, M.G. 1919. Etude organographique, anatomique et pharmacologique des Turnéracées. Thése. Lille.

Di Fulvio, T. E. 1991. Morfología y vascularización floral de *Lemmonia californica* y *Nama jamaicense (Hydrophyllaceae)*. Kurtziana 21: 23-38.

Dottori, N. 1991. Anatomía reproductiva en *Ulmaceae sensu lato*. 3. Esporangios, Esporogénesis y Gametogénesis de *Phyllostylon rhamnoides* y *Celtis tala*. Kurtziana 21: 81-110.

Eames. A. 1961. Morphology of the Angiosperms. McGraw-Hill Book Co. New York. 518 pág.

Elias, T., W. R. Rozich & L. Newcombe. 1975. The foliar and floral nectaries in the flower of *Turnera ulmifolia* L. Amer. J. Bot. 62 (6): 570-576.

Esau, K. 1982. Anatomía de las Plantas con Semilla. Ed. Hemisferio Sur. Argentina. 512 pág.

Fahn, A. 1953. The topography of the nectaries in the flower and its phylogenetic trend. Phytomorphology 3: 424-426.

— 1978. Anatomía Vegetal. H. Blume Ed. Madrid. 643 pág.

Johansen, D. A. 1940. Plant Microtechnique. McGraw-Hill Book Co. New York. 511 pág.

Maldonado de Magnano, S. 1982. Estudios embriológicos y palinológicos en *Astragalus (Leguminosae)*. Bol. Soc. Argent. Bot. 20(3-4): 201-225.

Puri, B. 1951. The Rol of Floral Anatomy in the Solution of Morphological Problems. Bot. Rev. 17 (7): 471-553.

— 1952. Placentation in Angiosperm. Bot. Rev. 18: 603-651.

— 1976. On Accesory Floral Organs. J. Indian Bot. Soc. 55 (2-3): 95-114.

Rao, V. S. 1949. The Morphology of the Calyx-Tube and origin of perygyny in *Turneraceae*. J. Indian Bot. Soc. 28: 198-201.

Rutishauser, A. 1982. Introducción a la embriología y biología de la reproducción de las Angiospermas. Ed. Hemisferio Sur. Argentina. 185

pág.
Strasburger, E. 1986. Tratado de Botánica. Edición puesta al día por Denffer, D.; F. Ehrendonfer; A. Bresinsky & H. Ziegler. Séptima Edición española. Ed. Marin. España. 1098 pág.
Takhtajan, A. 1991. Evolutionary trends in flowering plants. Columbia University Press. New York.
Theobald, W. L.; J. L. Krahulik & R. C. Rollins. 1979. Tricome description and classification. En Metcalfe C. R. and L. Chalk. Anatomy of Dicotyledons. Second Ed. 1: 40-53. Oxford.
Tilton, V. R. & H. T. Horner, Jr. 1980. Stigma, Style and Obturator of *Ornithogalum caudatum (Liliaceae)* and their function in the reproductive process. Amer. J. Bot. 67 (7): 1113-1131.
Urban, I. 1883. Monographie der familie der Turneraceen. Jahrb. der Königl. Bot. Gart. Berlin 2: 1-50.
Vijayaraghavan, M. R. & D. Kaur. 1967. Morphology and Embryology of *Turnera ulmifolia* L. Amer. J. Bot. 62 (6): 539-553.
Wilson, C. & T. Just. 1939. The Morphology of the Flower. Bot. Rev. 5 (2): 97-131.

Edición realizada por Estudio Sigma S.R.L.
J. E. Uriburu 1252 - 8º F - Buenos Aires
Impreso en el mes de Agosto de 1993